Iegūts apmaiņā pret
Acta Horti Botanici.

1240
FK

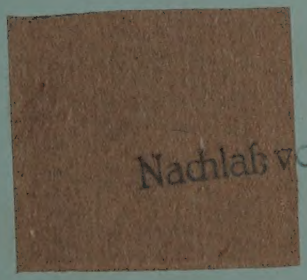
ACTA HORTI BERGIANI. BAND 11. N:O 6.

EMBRYOLOGISCHE UND CYTOLOGISCHE STUDIEN IN HELIANTHEAE-COREOPSIDINAE

VON

OLOV E. V. GELIN

MIT 20 BILDERN IM TEXT



UPPSALA 1934
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.
31301

1240.

6. Embryologische und cytologische Studien in Heliantheae-Coreopsidinae.

Von

OLOV E. V. GELIN.

(Mit 20 Bildern im Text.)

Nachlaß von Prof. N. Malta

Coreopsidinae sind wiederholt zum Gegenstand von Untersuchungen gemacht worden (HEGELMAIER 1889, GOLDFLUSS 1899, GUIGNARD 1900, PALM 1915, TÄCKHOLM 1916 und DAHLGREN 1920 und 1924). Da diese Arbeiten jedoch nur vereinzelte Teile der Gruppe behandeln, wurde im Sommer 1930 diese Untersuchung begonnen um in so grossem Umfang als möglich die embryologischen und cytologischen Verhältnisse klarzulegen und zu sehen, wie sie sich in systematischer Hinsicht ausnützen lassen. Da die letztere Frage sich als wenig aufschlussreich erwies, wurde mehr Gewicht darauf gelegt im Laufe der Arbeit entdeckte, ziemlich interessante Erscheinungen zu untersuchen.

Das Material stammt ausschliesslich aus dem *Hortus Botanicus Bergianus*, Stockholm, wo es aus Samen aufgezogen worden ist, die mir bereitwilligst durch den Samenaustausch des Gartens mit anderen Instituten zur Verfügung gestellt worden waren.

Ich ergreife hier die Gelegenheit dem Professor Bergianus R. FRIES meine besondere Dankbarkeit für seine freundliche Unterstützung und sein nie versagendes Interesse für den Fortschritt der Arbeit auszusprechen. Dem Amanuensis Bergianus E. SÖDERBERG, der nicht nur die Anregung zu dieser Untersuchung gegeben hat, sondern mir auch während der Arbeit mit Rat und Tat beigestanden ist, sage ich hiermit meinen warmen Dank. Dem Herrn Obergärtner O. PETERSON gegenüber fühle ich mich gleichfalls zu Dank verpflichtet für seine unentbehrliche Hilfe bei der Wartung meiner Pflanzen.

Meinem verehrten Lehrer Professor O. ROSENBERG spreche ich hiermit meinen warmen Dank aus für viele wertvolle Ratschläge, für alle Hilfe, die mir zuteil geworden ist und für gefällige Beurteilung von kritischen Präparaten.

Die Untersuchung wurde zum Teil durch ein Stipendium aus dem *Fonds von Gustaf und Anna Retzius für wissenschaftliche und soziale Zwecke* ermöglicht, für welches ich hiermit der *Königlichen Akademie der Wissenschaften* meine grosse Dankbarkeit zum Ausdruck bringen möchte.

Das Material ist mit modifizierter NAWASCHIN'scher Lösung fixiert und mit Hämatoxylin und Lichtgrün oder Safranin und Gentiana-Violett gefärbt worden. Die Schnittdicke variierte zwischen 12 und 16 μ. Die Zeichnungen sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat ausgeführt.

Guizotia.

G. abyssinica Cass. (G. oleifera DC.) n = 15.

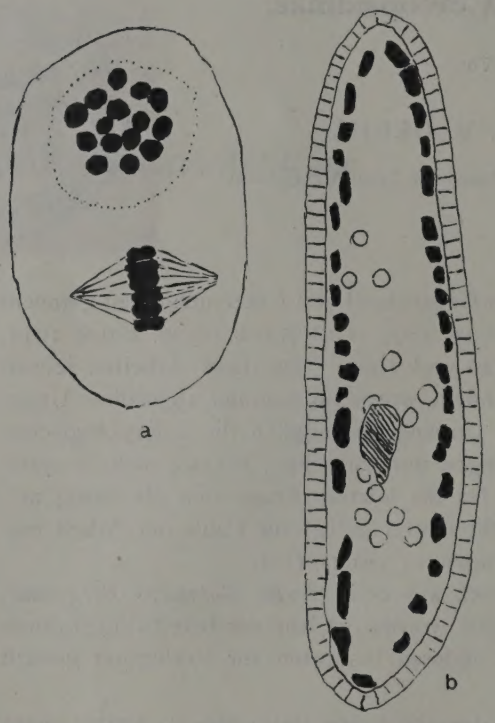


Fig. 1. *Guizotia abyssinica*. *a* Homotypische Metaphase. *b* Pollenfach, die Lage der Fig. 2 *b* zeigend. *a* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×.

Diese Art weist bei der Pollenentwicklung, die sonst vollkommen normal verläuft, eine recht interessante Anomalie auf. Wenn die Pollenmutterzellen in das Synapsisstadium eintreten, schwillt ein Teil derselben bedeutend an, worauf in den meisten Fällen die Wände zwischen den angrenzenden Zellen anfangen sich aufzulösen. (Fig. 2 *a*, *b*, *c*.) Dabei entstehen sackähnliche Bildungen, die eine grössere Anzahl von Kernen, alle noch immer in einem synapsisähnlichen Stadium, enthalten. Das Plasma ist während der ganzen Entwicklung mehr und mehr retikuliert worden und es haben sich grössere oder kleinere Vakuolen ausgebildet. Ein Teil der Kerne ist durch Anschwellung stark deformiert und weist eine deutliche Degeneration auf. Die normalen Pollenmutterzellen haben einstweilen ihre ordentlichen Teilungen durchgeführt und bilden Tetraden. Bis unmittelbar nach der Wandbildung in der Tetrade war es möglich, die durch die P. M. Z.-Fusion entstandenen Bildungen zu verfolgen. Dann beginnen nämlich die Tapetenzellen sich aufzulösen und allmählich ein typisches Periplasmodium zu bilden, in welches vermutlich die P. M. Z -Fusionen mit einverleibt werden. Diese Bildungen traten in meinem Material in so gut wie sämtlichen Pollenfächern auf und in den meisten Körbchen, bei denen Schnitte ausgeführt worden waren.

Hinsichtlich der Ursache ihrer Entstehung, ob es sich um äussere oder innere Faktoren handelt oder vielleicht um ein Zusammenwirken dieser beiden, kann ich mich leider nicht äussern. Ich halte es für ausgeschlossen, dass wir es hier mit einer embryosackähnlichen Bildung zu tun haben, da sie durch eine Fusion entstanden ist und da keinerlei Orientierung oder normale Zustandsveränderung bei den Kernen nachgewiesen werden konnte. STOW (1930) beschreibt die Ent-

stehung von embryosackähnlichen Riesenpollenzellen bei *Hyacinthus orientalis* und hebt drei unvermeidliche Bedingungen für ihr Auftreten hervor; die eine dieser Bedingungen, vielleicht die interessanteste, ist das Vorhandensein von einer grossen Anzahl toter Pollenkörner — 90 %. Diese, vermutet er, verursachen die Bildung von Nekrohormonen (HABERLANDT), die stimulierend auf die lebenden Pollenkörner einwirken und diese durchaus analog mit der Tetradendegeneration und der Embryosackentwicklung zu Teilung und Zuwachs veranlassen. Diese Erklärung kann bei dem Falle *Guizotia* nicht zur Anwendung kommen, sondern wir müssen die Frage bis auf weiteres offen lassen.

Einen analogen Fall haben GAINES und AASE (1926) bei einer haploiden Weizenart wahrgenommen. Ebenso wie bei *Guizotia* entstehen Riesenpollenzellen

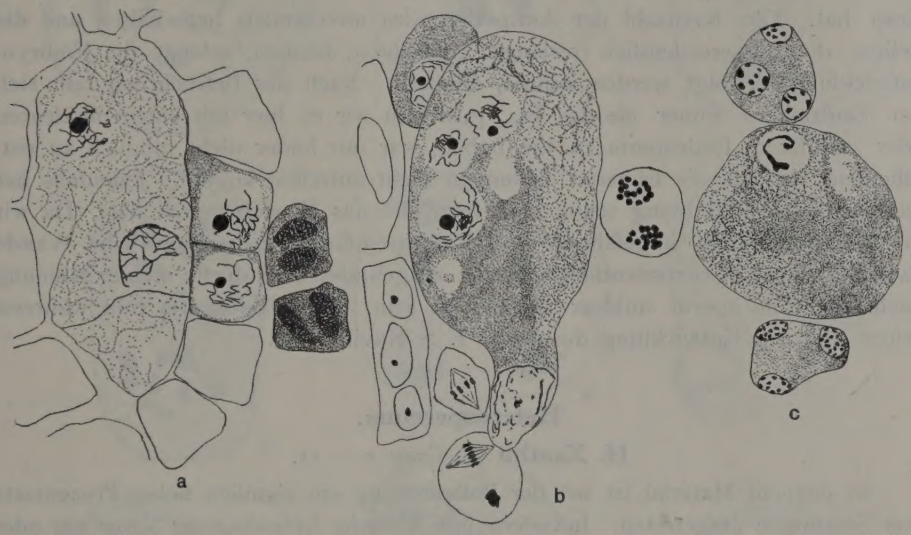


Fig. 2. *Guizotia abyssinica*. *a* P. M. Z. im Prophasenstadium während vor sich gehender Fusion. Die zweikernigen Zellen sind Tapetenzellen. *b* Fusionszelle während der homotypischen Metaphase der normalen P. M. Z. *c* Fusionszelle und normales Tetradenstadium. *a*, *b* und *c* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×. 1/3.

durch eine P. M. Z.-Fusion aber hier kommt noch dazu, dass die eingedrungenen Kerne sich teilen. Eine Synapsis konnte nicht wahrgenommen werden, sondern die univalenten Chromosomen machen entweder eine Längsteilung durch oder wandern ungeteilt willkürlich zu den Polen. Wenn ein paar Kerne bei beginnender Teilung nahe beieinander liegen, kommen wirkliche Riesenspindeln zustande. Die Teilung resultiert in einer Anzahl von Kernen verschiedener Grösse, die kleinsten entstanden aus »straying chromosomes». Eine E. S.-ähnliche Orientierung hat, aus dem Bildmaterial zu urteilen, nicht stattgefunden. Über *Betula coerulea-grandis* schreibt WOODWORTH (1929 a, S. 337), »In one anther a peculiar condition is at hand. Ten mother cells in the prophase have completely fused together, all but the outer cell walls having been dissolved, forming a large continuous mass of protoplasm with chromatin distributed throughout.» Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass WOODWORTH hier dasselbe Phänomen beobachtet hat,

das oben bei *Guizotia* beschrieben worden ist. Inwiefern wir es hier mit einer unterbliebenen Wandbildung zwischen einigen P. M. Z. oder einer sekundären Auflösung der Membranen zu tun haben, muss dahingestellt bleiben. WOODWORTH ist offenbar der Meinung, dass letzteres der Fall war, denn er sagt, dass P. M. Z. »completely fused together». Das würde also bedeuten, dass diese mehrkernigen Bildungen in gleicher Weise entstanden sind wie die bei *Guizotia*. Leider scheint der bei *Betula coerulea-grandis* beschriebene Fall ganz einzig in seiner Art zu sein, da der Verfasser offenbar die weitere Entwicklung dieser Fusionen nicht studieren konnte.

Die Embryosackentwicklung folgt dem normalen Schema mit einem einzelligen Archespor und einer Tetrade, deren chalazale Zelle einen 8-kernigen E. S. mit 2 Antipoden bildet, von welchen die obere zwei, die untere einen Kern hat. Die Kernzahl der Antipoden wird unverändert beibehalten und die Zellen, die ausserordentlich resistent erscheinen, bleiben, solange die Embryoentwicklung verfolgt werden konnte, erhalten. Nach der Befruchtung teilt sich der Zentralkern früher als das Ei. Inwiefern wir es hier mit einem nuklearen oder zellularen Endosperm zu tun haben, war mir leider nicht möglich zu entscheiden, da ich die früheren Teilungen nicht antreffen konnte. Jedenfalls hat jedoch die Wandbildung schon eingesetzt ehe das Ei sich geteilt hat. Da wir in diesem Stadium ungefähr 8—10 Endospermkerne haben und die Wände zwischen ihnen ausserordentlich schwach ausgebildet sind, dürfte meiner Meinung nach das Endosperm nuklear entstanden sein. Das Endosperm füllt während seiner weiteren Entwicklung die ganze E. S.-Kavität aus.

Heterospermum.

H. Xanthii A. Gray n = 11.

In meinem Material ist bei der Pollenteilung ein ziemlich hoher Prozentsatz von Störungen aufgetreten. Inwiefern ihre Ursache hybridogener Natur war oder ob dies eine für die Art charakteristische Eigenschaft ist, muss dahingestellt bleiben, da das Material ausschliesslich von einem Ort (H. B.) herstammt. Wenn die P. M. Z. in das Diakinesenstadium eintreten, haben sich 11 Gemini gebildet. Die Konjugation ist von normaler Natur (siehe Fig. 3 *a—i*). Nach der Ausbildung einer ordentlichen Metaphasenplatte tritt die Anaphase ein, die dadurch gekennzeichnet ist, dass ein oder mehrere Chromosomen zurückbleiben und in der Nähe der Äquatorialebene liegen bleiben. In der Regel haben diese Nachzügler sich schon mit den betreffenden Tochterkernen vereinigt, ehe die Telophase begonnen hat. Bisweilen bleiben sie im Plasma ausserhalb der neugebildeten Kernmembran liegen. Während der zweiten Teilung wiederholt sich der Prozess und das resultiert in einer Tetrade mit einer oder mehreren Zwergkernen, die aus den restierenden Chromosomen entstanden sind. In keinem Falle konnten eigentliche Zwergpollenkörner wahrgenommen werden, sondern sämtliche schienen von normaler Grösse und von einer Degeneration war nichts zu merken. Die maximale Kernzahl in den Pollenkörnern war 3. Im übrigen ist die Pollenentwicklung normal und es wird ein Periplasmodium ausgebildet.

Auch bei der Makrosporogenese sind in einem Falle Zwergkerne beobachtet

worden und zwar in einer Dyade, wo die mikropylare Zelle ausser mit dem normalen Kern noch mit zwei Zwergkernen von ungefähr gleicher Grösse versehen war. (Fig. 4 a). Die Entwicklung vollzieht sich in üblicher Weise von einem einzelligen Archespor zu einer Tetrade, deren chalazale Zelle einen 8-kernigen E. S. bildet. Es sind zwei Antipoden vorhanden, von denen die untere mit einem Kern, die obere mit zwei versehen ist. Die Kernzahl vermehrt

Fig. 3. *Heterospermum Xanthii.* Gestörte Pollenentwicklung (siehe Text). Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×.

sich zur Reife des E. S. auf 2 und 4. Hie und da erfolgt eine mehr oder weniger intime Verschmelzung der Kerne. Die Antipoden sind wenig resistent und verschwinden kurz nach der Befruchtung. Auch die umliegenden Nuzelluszellen werden durch denselben lysigenen Prozess aufgelöst, wodurch eine Kavität von ansehnlicher Dimension entsteht. Das Endosperm ist anfangs nuklear, wird aber bald zellular.

In einem Falle sind in derselben Blüte 2 Nuzelli mit je einer Tetrade beobachtet worden. Die chalazale Zelle war in Entwicklung begriffen, während die übrigen degeneriert waren.

Zinnia grandiflora, die von PALM untersucht worden ist, (1931), hat ungefähr denselben Antipodenapparat wie *Heterospermum*. Die Antipoden bleiben jedoch während der Embryoentwicklung erhalten und der Kern der basalen Antipode bleibt ungeteilt. Die zwei oder eventuell vier Kerne in der oberen Antipode vereinigen sich ziemlich regelmässig durch Fusion. Der Verfasser scheint diese Fusion für eine Eigenschaft zu halten, die für die Art charakteristisch ist. Meiner Ansicht nach dürfte jedoch eine Verschmelzung der antipodalen Kerne ein aus-

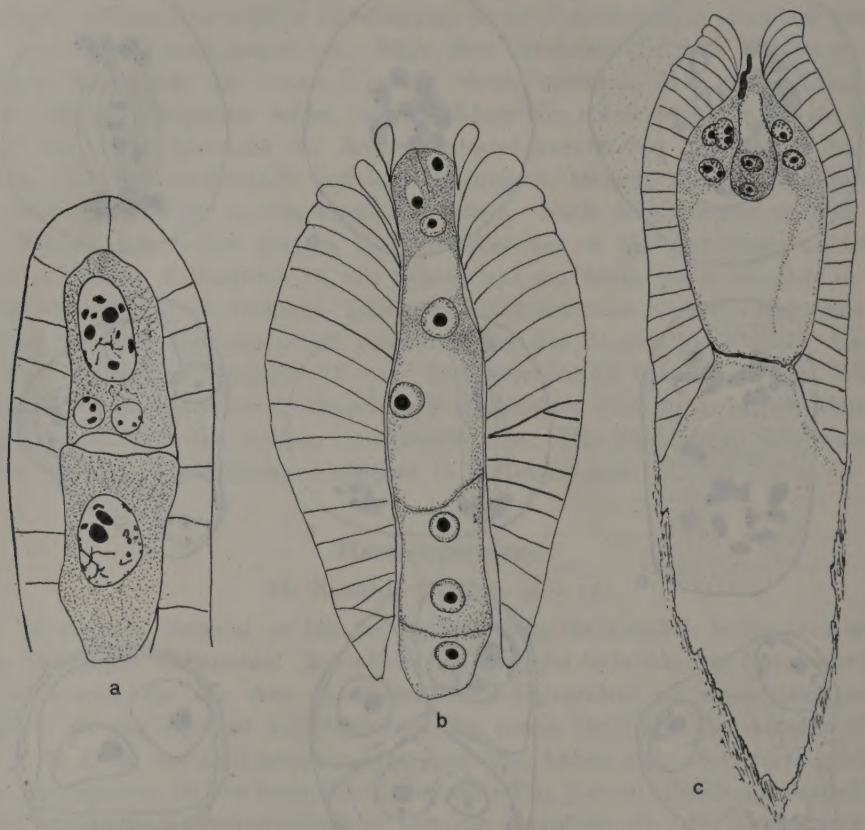


Fig. 4. *Heterospermum Xanthii.* Embryosackentwicklung. *a* Dyade. *b* 8-kerniger, orientierter E. S. *c* Embryo im Zweikernstadium und nukleares Endosperm. *a* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×, *b* Obj. 7, Ok. 12,5 ×, *c* Obj. 5, Ok. 12,5 ×. 1/2.

geprägter Degenerationsprozess sein. Ein deutliches Zeichen von beginnender Degeneration ist die verstärkte Farbenaufnahmsfähigkeit des Chromatins und das Vorhandensein von ungewöhnlich vielen Nukleolen. — Wenn es sich hier überhaupt um Nukleolen handelt und nicht um angeschwollene irreversible Chromatinklumpen. — PALM bestärkt mich auch in meiner Auffassung, wenn er hinsichtlich der Fusion schreibt, »At the same time, there generally seems to occur a gradual augmentation in the number of nucleoli as well as in the intensity with which the chromatine takes the staining material (1931 S. 144).

Leptosyne.

L. Bigelowii A. Gray n = 12.

L. maritima A. Gray n = 12.

Die Pollenentwicklung verläuft vollkommen normal und es wird ein Periplasmodium ausgebildet.

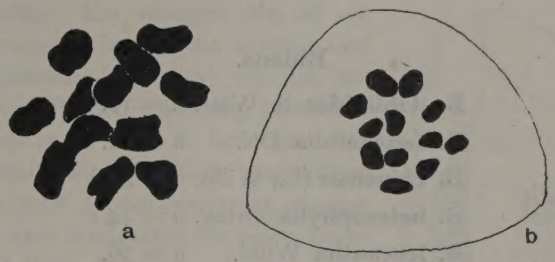


Fig. 5. *Leptosyne. a L. maritima,* Interkinese. *b L. Bigelowii,* Metaphase. Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×.

Die E. S.-Entwicklung erfolgt in normaler Weise und die chalazale Megaspore bildet den E. S. aus. Bei *L. Bigelowii* werden 2 Antipoden mit einem bezw. zwei Kernen ausgebildet. Eine Kernvermehrung findet nicht statt und die Antipoden bleiben während der Embryoentwicklung ziemlich unverändert erhalten. Der Antipodenapparat bei *L. maritima* ist dagegen von einem ganz anderen Typus und nimmt innerhalb der Gruppe *Coreopsidinae* eine vollkommene Sonderstellung ein. Bisweilen werden drei, bisweilen zwei Antipodenzellen gebildet. (Fig. 6 *b, c* und *d*). Hier findet man nicht die bei dieser Gruppe gewöhnliche Anordnung der Antipoden, die eine in der Längsrichtung des E. S. oberhalb der anderen, sondern die Zellen liegen nebeneinander und die Lage scheint äusserst labil zu sein. Die Antipodenzellen selbst machen den Eindruck sehr plastisch, ja, ich möchte beinahe sagen, amöboid zu sein. Es ist leicht denkbar, dass die Antipoden als ver-

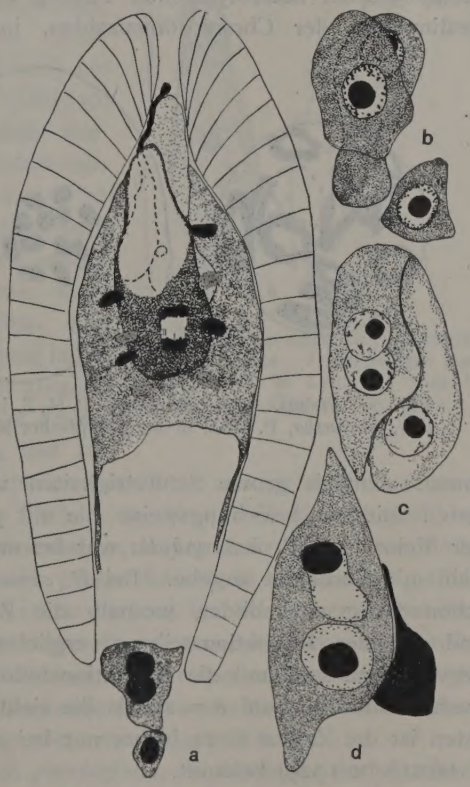


Fig. 6. *Leptosyne. a* Endospermbildung bei *L. Bigelowii. b, c* und *d* Antipoden bei *L. maritima. a* Obj. 7, Ok. 12,5 ×, *b, c* und *d* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×. 1/3.

schiedene Zellen ausgebildet werden und dass eine Fusion zwischen zwei nahe aneinander liegenden stattfindet. Durch ihre Lage Seite an Seite kann, wie aus Fig. 6 *d* hervorgeht, die kleinere Antipode durch Druck oder Nahrungsmangel zu Grunde gehen.

Das Endosperm ist bei *L. Bigelowii* nuklear (Fig. 6 *a*). Bei *L. maritima* ist kein frühes Stadium angetroffen worden, weshalb die Frage bezüglich der Natur des Endosperms offen gelassen werden muss.

Bidens.

B. dahlioides S. Wats. n = 12.
B. ferulaefolia DC. n = 12.
B. chinensis (L.) Willd. n = 24.?
B. heterophylla Orteg. n = 24.?
B. leucantha Willd. n = 36.

Von dieser Gattung sind die obigen fünf Arten behandelt worden. Da die Metaphase der heterotypischen Teilung äusserst schwer zu fixieren war, hat die Bestimmung der Chromosomenzahlen, infolge Zusammenklebens der Chromo-

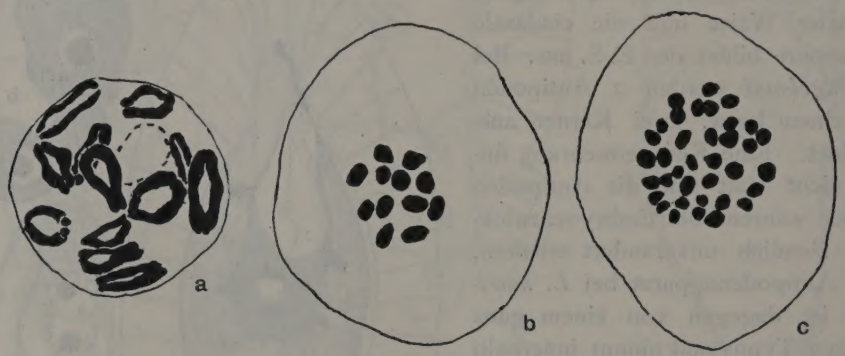


Fig. 7. *Bidens. a B. dahlioides*, P. M. Z. in der Diakinese. *b B. ferulaefolia* und *c B. leucantha*, P. M. Z. in heterotypischer Metaphase. Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×.

somen ziemlich grosse Schwierigkeiten verursacht. Absolut sicher dürften die Arten mit 12 beziehungsweise die mit 36 Chromosomen sein. Die Fixierung der Meiose bei *B. heterophylla* war besonders schlecht, weshalb ich die erhaltene Zahl mit Vorbehalt angebe. Bei *B. chinensis* war in meinem Material der Pollen schon fertig ausgebildet, weshalb die Zahl aus somatischen Platten berechnet und mit der Reduktionsteilung verglichen wurde. Die somatische Zahl schien gegen 50 zu sein und die Reduktionsteilung ergab etwas über 20 Chromosomen, weshalb mir die Zahl n = 24 als die richtige erschien. Nach den Chromosomenlisten ist die Zahl n = 24 bisher nur bei einer Art nämlich bei *B. atrosanguinea* (LAWRENCE 1929) bekannt.

Die obigen Ziffern lassen erkennen, dass wir es hier wie bei der nahestehenden Gattung *Dahlia* mit einer polyploiden Serie zu tun haben, freilich hier mit der Grundzahl 12.

Die P. M. Z.-Teilung folgt bei sämtlichen untersuchten Arten dem normalen Schema. Der eine oder andere Nachzügler ist in vereinzelten Fällen während der ersten Teilung wahrgenommen worden. Bei *B. dahlioides* traten während der späteren Hälfte der heterotypischen Teilung ausserordentlich reichlich extranukleare Elemente auf. Bei sämtlichen Arten wurde ein typisches Periplasmodium ausgebildet.

Das Archespor ist wie bei den übrigen Gattungen einzellig. Ein einziges Mal ist ein zweizelliges Archespor beobachtet worden und zwar bei *B. chinensis* (Fig. 8 *a*), wo sich unmittelbar nach der Reduktionsteilung neben der normalen Tetrade eine E. M. Z. befindet. Die chalazale Megaspore wird zum E. S. ausgebildet.

Wie DAHLGREN (1920) vermutet, werden von Anfang an zwei Antipoden mit einem bezw. zwei Kernen gebildet. Die Kernzahl ist bei den untersuchten Arten sehr variabel. Bei *B. dahlioides* wurde die grösste Anzahl wahrgenommen, nämlich ca. 40 in der oberen Antipode. Diese dürfte nebst der von TÄCKHOLM (1916) bei *Cosmidium Burridgeanum* konstatierten Zahl (40) die höchste Kernzahl sein, die beobachtet worden ist. Wie schon TÄCKHOLM andeutet werden nicht immer die Kernzahlen 4, 8, 16, 32 und ihre halbierten Zahlen in der chalazalen Antipode angetroffen, sondern meist, sei es infolge von unterbliebener Teilung einiger Kerne, sei es infolge von Fusion, ganz andere Zahlen. Die höchsten Zahlen, die ich wahrgenommen habe, waren bei *B. dahlioides* 8 und 40, *B. ferulaefolia* 6 und 16, *B. chinensis* 4 und 16, *B. heterophylla* 11 und 24 und *B. leucantha* 4 und 16.

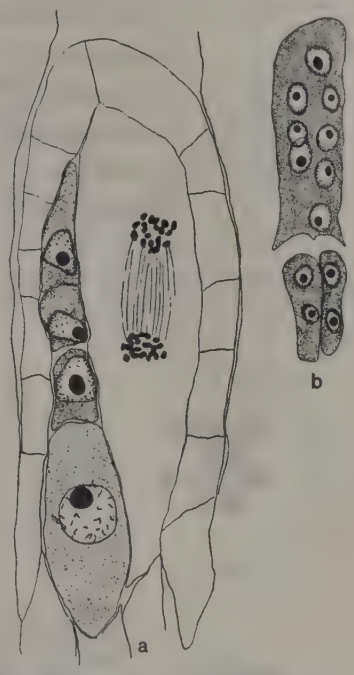


Fig. 8. *Bidens chinensis*. *a* zweizelliges Archespor. *b* dreizelliger Antipodenapparat. *a* Leitz Oel imm. $^1/_{16}$, Ok. 12.5 ×, *b* Obj. 7, Ok. 12,5 ×. $^1/_3$.

Was die Dauerhaftigkeit der Antipoden betrifft so scheint sie von Blüte zu Blüte verschieden zu sein. Mitunter bleiben die Antipoden obwohl stark vergrössert bis ins frühe Embryostadium erhalten, während sie in anderen Fällen ganz aufgelöst sein können und sich eine grosse Kavität in der Chalaza gebildet haben kann. Fälle wie der von DAHLGREN (1920) bei *B. tripartitus* beschriebene, wo die basale Antipode früh degenerierte, wurden nicht angetroffen. In einem Falle, nämlich bei *B. chinensis* sind drei Antipoden beobachtet worden (Fig. 8 *b*), die wahrscheinlich dadurch zustande gekommen waren, dass die basale Antipode sich nach der ersten Teilung noch einmal geteilt hatte.

Das Endosperm erwies sich bei *B. ferulaefolia, B. leucantha* und *B. chinensis* als nuklear. DAHLGREN (1920) gibt bei *B. tripartitus* ein zellulares Endosperm an und wenn sich das bewahrheitet, so würde die Gattung also Endosperm von beiderlei Typen aufzuweisen haben. Hat der Verfasser das in Fig. 39 ab-

gebildete Stadium benützt um das Endosperm als von Anfang an zellular zu klassifizieren, so muss ich dagegen Einspruch erheben und betonen, dass mir dieses Stadium viel zu alt erscheint um in dieser Sache den Ausschlag geben zu können.

Coreopsis L.

(**Accispermum** Neck., **Calliopsis** Rchb.)

C. bicolor Rchb. (C. tinctoria Nutt. DC.) n = 12.
C. grandiflora Nutt. n = 13.
C. Drummondii Torr. et Gray n = 13.
C. tripteris L. n = 13.
C. cardaminifolia Torr. et Gray n = 13.

Die Pollenbildung bei *C. bicolor, C. Drummondii* und *C. cardaminifolia* weist keine bemerkenswerten Störungen auf, sondern verläuft vollständig normal. Ausnahmsweise treten bei der heterotypischen Teilung Nachzügler auf. Zwergkern-

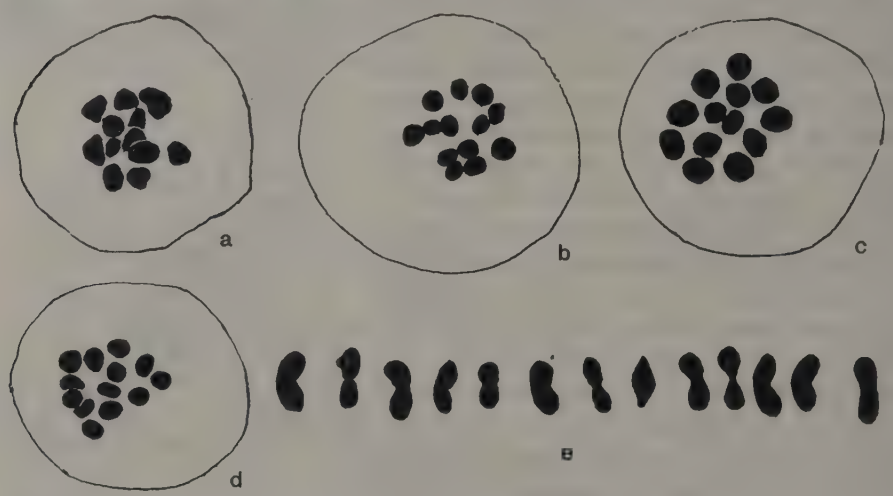


Fig. 9. *Coreopsis. a C. bicolor,* Metaphase. *b C. grandiflora,* Anaphase. *c C. Drummondii, d C. cardaminifolia* und *e C. tripteris,* Metaphasen. *a, b* und *c* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 ×, *d* und *e* Ok. 15 ×.

bildung ist im Tetradenstadium nicht beobachtet worden. Bei sämtlichen Arten der Gattung tritt ein Periplasmodium auf.

Bei *C. grandiflora* verspätet sich mitunter bei der ersten Teilung ein Chromosomenpaar am Äquator und bleibt während der Interkinese im Plasma liegen. Bei der Tetradenbildung werden Zwergkerne ausgebildet, wahrscheinlich von denselben, bei der ersten Teilung verspäteten Paaren. Eine Degeneration der fertigen Pollenkörner scheint nicht vorzukommen, weshalb mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass Pollenkörner mit 12 Chromosomen auftreten. *C. tripteris* weist ausgeprägt cytomiktische Verhältnisse auf, welche in einem eigenen Abschnitt dieser Abhandlung behandelt werden sollen.

Die Embryosackentwicklung folgt dem für diese Gruppe normalen Schema mit der chalazalen Megaspore als E. S.-Bilder. In mehreren Fällen ist eine ausgeprägte Tetradendegeneration wahrgenommen worden vor allem bei *C. palmata* Nutt. Das ganze fixierte Material dieser Art war sehr schlecht und für Chromosomenstudien ganz ungeeignet, wahrscheinlich deshalb, weil die Art nicht vor Mitte Oktober im *Hortus Bergianus* zur Blüte gelangt war. Bei *C. tripteris* wurde in einigen Fällen beobachtet, dass die zwei mikropylaren Megasporen zu-

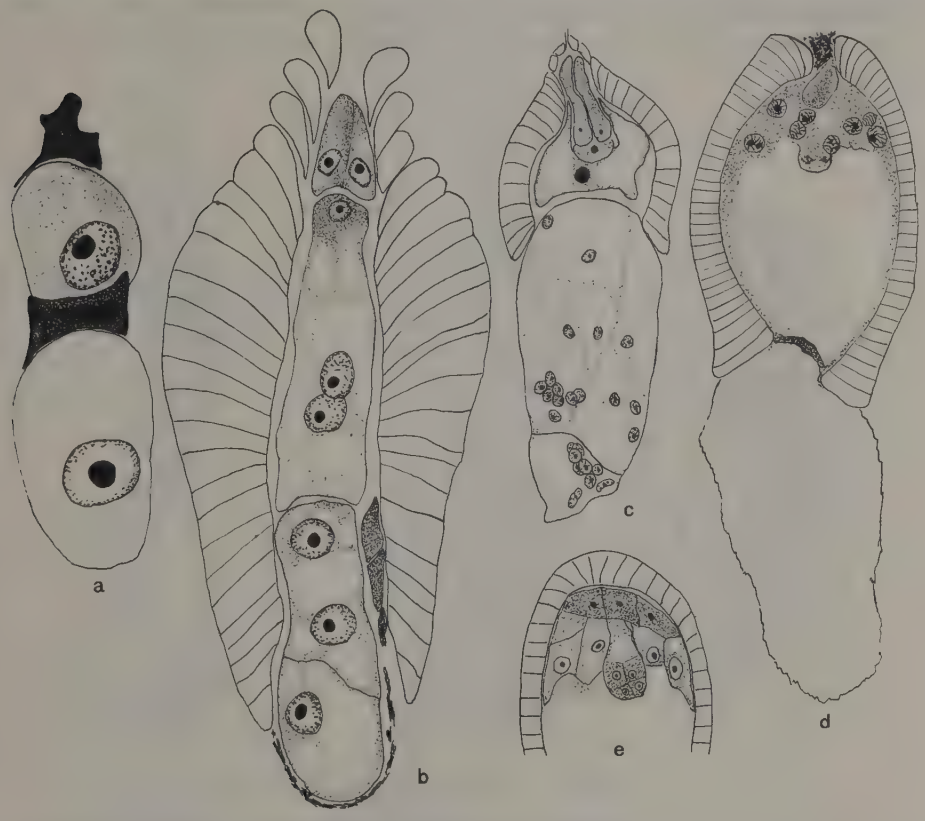


Fig. 10. *Coreopsis Drummondii.* Embryosackentwicklung. *a* Dyade. *b* junger E. S. *c* reifer E. S. *d* und *e* Endospermbildung. *a* Leitz Oel imm. 1/16, *b* Obj. 7, *c*, *d* und *e* Obj. 5. Im sämtlichen Fällen Ok. 12,5 ×. 1/2

gewachsen waren, während die chalazalen vollkommen verkümmert waren. Doch wiesen die beiden vergrösserten Megasporen einen ziemlich unbedeutenden aber unzweifelhaften Degenerationstypus auf. Fig. 10 *a* zeigt einen unter den hier behandelten Arten vereinzelt stehenden Fall, wo die zweite und vierte Megaspore ihre Entwicklung begonnen haben, aber die zweite schon Degenerationssymptome aufweist.

In dem achtkernigen E. S. werden zwei Antipoden ausdifferenziert, die untere mit einem Kern, die obere mit zwei. (Fig. 10 *b*). Die Antipodenkerne machen wiederholte Teilungen durch und die maximale Kernzahl, die beobachtet worden

ist, war bei *C. bicolor* 8 und 16, *C. grandiflora* 10 und 24, *C. Drummondii* 8 und 16, *C. tripteris* 9 und 25, *C. cardaminifolia* 4 und 11 und bei *C. palmata* 10 und 30. Bei *C. bicolor* kann es ziemlich häufig vorkommen, dass in der basalen Antipode eine Einschränkung der Teilungen stattfindet, so dass die Zahlen 2 und 16 noch in einem weit vorgeschrittenen Stadium, bei der Befruchtung, auftreten, (Fig. 12 *a*). Im Laufe der Entwicklung wachsen die Antipoden bedeutend an und erreichen eine ansehnliche Grösse, aber ihre Dauerhaftigkeit während der Embryoentwicklung ist ausserordentlich variabel. (Fig. 10 *c*). Bisweilen bleiben sie ziemlich unverändert erhalten obwohl die Kerne

Fig. 11. *Coreopsis grandiflora.* (Erklärung im Text). Obj. 7, Ok. 12,5 x. 1/3.

Degenerationssymptome aufweisen, bisweilen sind sie vollkommen aufgelöst und auch die angrenzenden vegetativen Gewebe sind zerstört worden.

Das Endosperm konnte bei drei Arten nämlich bei *C. bicolor, C. Drummondii* und *C, cardaminifolia* als nuklear bestimmt werden.

Bei *C. grandiflora* ist in zwei Fällen eine eigentümliche Anomalie aufgetreten indem die Eizelle und die Synergide in die Mikropyle hinaufgewachsen sind. In dem einen Falle scheinen sie ziemlich intakt zu sein (Fig. 11 *a*), aber in dem anderen ist offenbar eine Fusion zwischen den Synergiden und der Eizelle erfolgt, so dass die Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse zu liegen kommen (Fig. 11 *b*). Ausserdem fanden sich dort auch zwei nukleolenähnliche homogene Körper unbekannten Ursprunges vor. Spuren eines Pollenschlauches konnten nicht wahrgenommen werden.

Aposporie bei C. bicolor.

Bei einigen aus Samen vom Botanischen Garten in Freiburg i. Br. aufgezogenen Individuen wurde partielle chalazale Aposporie konstatiert. Anlässlich dieser Entdeckung wurden Samen von *C. bicolor* und einigen ihrer Varietäten

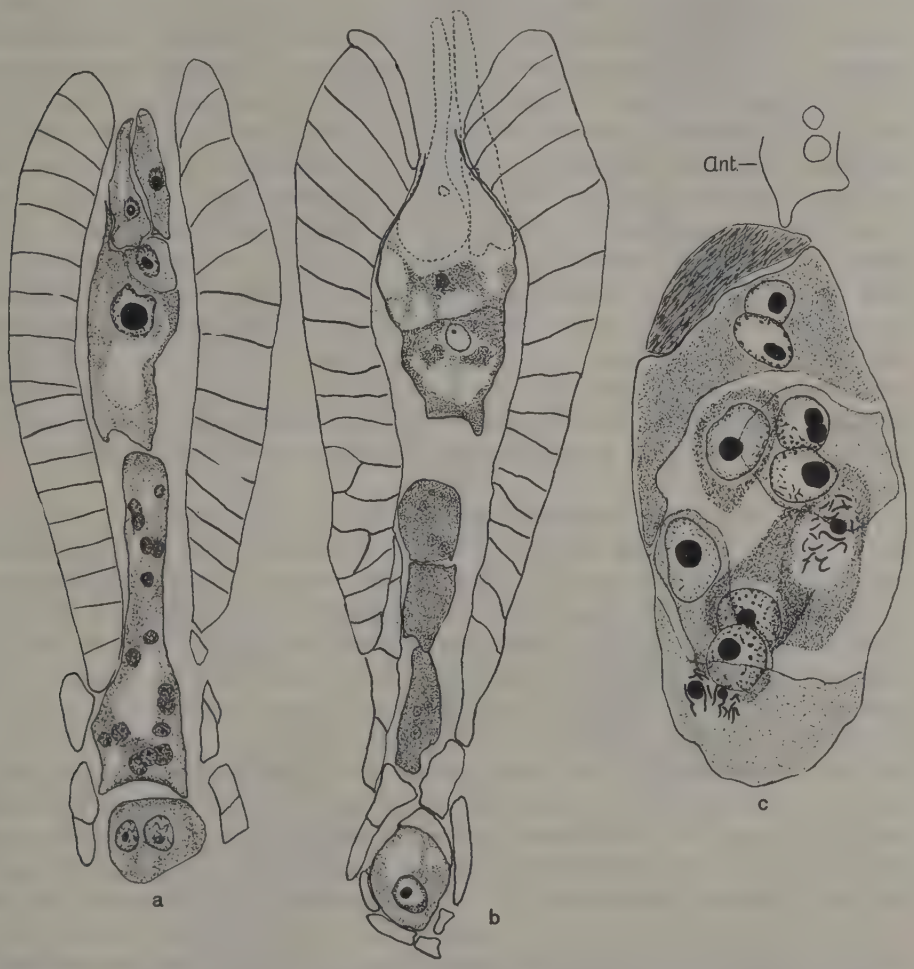


Fig. 12. *Coreopsis bicolor*. *a* normaler E. S. *b* degenerierter E. S. und aposporer 1-kerniger E. S. *c* aposporer E. S.-Komplex. *a* und *b* Obj. 7, Ok. 12,5 x. *c* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 12,5 x. 1/2.

aus den botanischen Gärten von Berlin, Dorpat, Freiburg i. Br., Glasgow, Lexington, Lund, Montpellier und Paris angeschafft und im Sommer 1932 im H. B. gezüchtet. Ausser bei dem Material aus Freiburg konnte ich in keinem Falle die geringste Spur von Aposporie wahrnehmen.

Das Vorkommen dieser an und für sich recht interessanten Erscheinung war

äusserst sporadisch und nicht wenig Körbchen mussten geschnitten werden ehe ein neuer Fall anzutreffen war. Die Entwicklung von einer vegetativen Zelle zu einem aposporen E. S. scheint vor sich gehen zu können in welchem Stadium immer sich der legitime E. S. auch befindet. Ich habe beginnende Aposporie wahrgenommen ebensowohl wenn der legitime E. S. sich im Vierkernstadium befand, als auch wenn er ganz reif war.

In der Chalaza beginnen gleich unterhalb der basalen Antipode eine oder mehrere somatische Zellen anzuschwellen. Der Kern in diesen aposporen, einkernigen E. S. nimmt ansehnliche Dimensionen an und im Plasma entstehen eine oder ein paar Vakuolen. In sämtlichen hier beschriebenen Fällen ist es vollkommen ausgeschlossen, dass diese angeschwollenen Zellen dem legitimen E. S. angehören, teils findet sich in der Regel eine Zwischenschicht von normalen vegetativen Zellen vor, teils sind die legitimen Antipoden vollkommen intakt. Der in der Fig. 12 b abgebildete, legitime E. S. wies deutliche Merkmale einer Degeneration auf. Der apospore Kern teilt sich und führt zur Bildung eines zweikernigen E. S. (Fig. 13 a). Die beiden Kerne lagen dicht nebeneinander ungefähr in der Mitte der Zelle in einem Plasmaband, das die beiden polaren Vakuolen von einander trennte. Ob Fig. 13 b einen vierkernigen aposporen E. S. darstellt, war unmöglich zu entscheiden. Ein Plasmastrang oder ein paar sehr dünne Membranen erstrecken sich diagonal durch den Embryosack, weshalb es sich hier vielleicht nicht um einen vierkernigen sondern um zwei zweikernige E. S. handelt.

In der Regel werden mehrere chalazale Zellen zu aposporen E. S. ausgebildet, was ein Bestimmen der Anzahl von Embryosäcken erschwert und in späteren Stadien unmöglich macht. Fig. 13 c zeigt eine runde Anhäufung von aposporen E. S., die sich ausgebildet hatte während der legitime E. S. sich im Vierkernstadium befand. Ein einkerniger und ein zweikerniger konnten mit Bestimmtheit unterschieden werden, aber ob es sich ausserdem noch um einen dreikernigen oder zwei mit je einem bezw. zwei Kernen handelte, war nicht zu entscheiden. Die angrenzenden Gewebe waren vollkommen zerdrückt. In Fig. 12 c hatten nicht weniger als sieben Zellen ihre Entwicklung begonnen; davon waren 3 zweikernige E. S., die übrigen einkernig. Von den letzteren befanden sich zwei Kerne in beginnendem Metaphasenstadium und in dem einen Falle konnte man mit voller Bestimmtheit mindestens 19 Chromosomen unterscheiden. Für eine genauere Bestimmung der Chromosomenzahl liess die Platte viel zu wünschen übrig. Die andere war durchschnitten worden und es erwies sich unmöglich, irgendwelche Klarheit hineinzubringen. Zwischen der Antipode und dem aposporen E. S.-Komplex lag wie eine Kalotte eine Ansammlung zerstörter somatischer Zellen.

Nach durchgeführter zweiter Teilung erhalten wir solche Vierkernstadien wie Fig. 13 d sie zeigt. Der legitime achtkernige E. S. war in diesem Falle recht weit in seiner Organisation vorgeschritten. Fig. 14 a und a 1 ist aus 4 aufeinanderfolgenden Schnitten rekonstruiert worden. Der legitime E. S. befand sich hier im Vierkernstadium. Bei dem achtkernigen aposporen E. S. kann man möglicherweise mit gutem Willen eine gewisse Organisation erkennen nämlich

zwei mikropylar gestellte Synergidenkerne, drei in einem zentralen Plasma gelegene Kerne und drei Antipodenkerne. Eine ausgeprägte Eizelle konnte nicht wahrgenommen werden. Ausserdem lag basal von diesem E. S. ein vierkerniger aposporer E. S. und einige einkernige.

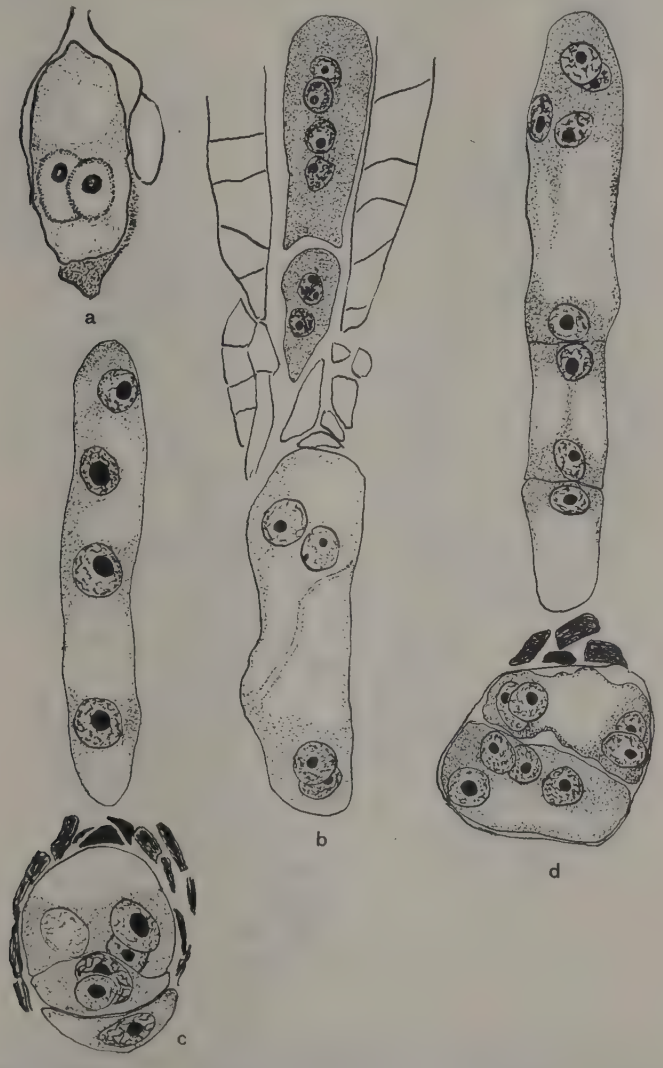


Fig. 13. *Coreopsis bicolor*. *a* aposporer 2-kerniger E. S. *b* aposporer 4-kerniger E. S. und Antipoden des legitimen E. S. *c* und *d* apospore E. S. und legitimer, 4-kerniger, bezw. 8-kerniger E. S. *a* und *b* Obj. 7, Ok. 12,5 ×, *c* und *d* Leitz Oel imm. 1/16. Ok. 6 ×. 3/4.

In dem kräftig aposporen Komplex, der in Fig. 14 b abgebildet ist, befanden sich nicht weniger als 11 E. S., davon vier einkernige, drei zweikernige, zwei vierkernige und zwei achtkernige. Drei davon sind nicht gezeichnet. Der eine achtkernige E. S. war in starker Degeneration begriffen. Ebenso verhielt es sich

mit einigen der übrigen Embryosäcke. Fig. 14 *c* gibt eine Vorstellung von der ungefähren Grösse und Lage des Komplexes im Verhältnis zum legitimen E. S. In dem achtkernigen E. S. liegen drei Kerne mikropylar und fünf zentral. Zwi-

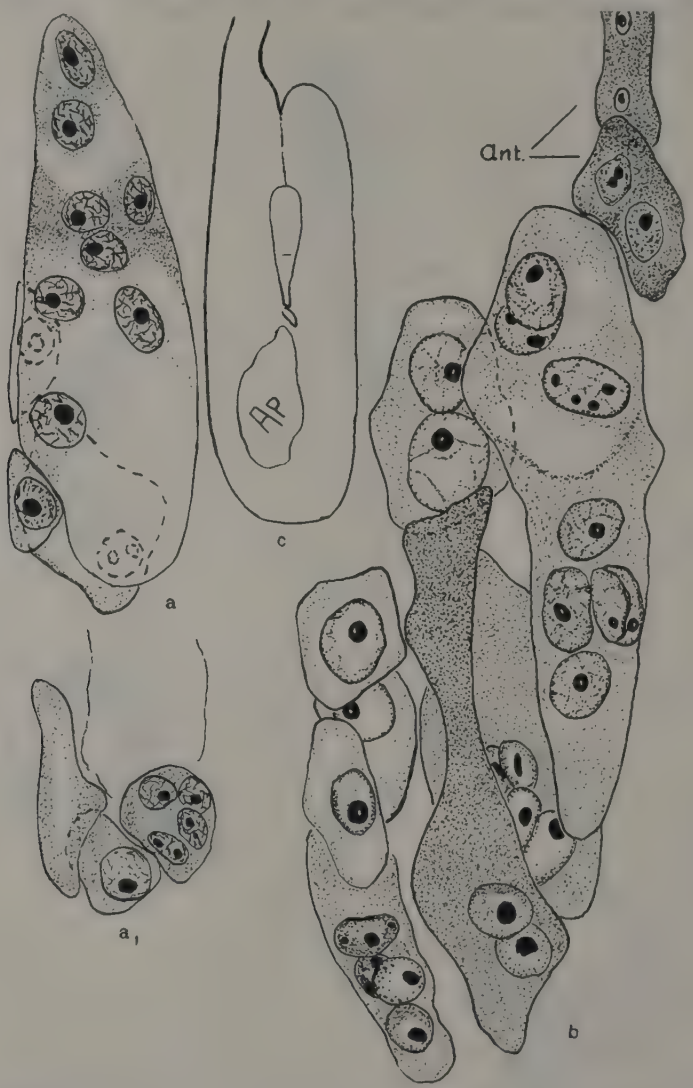


Fig. 14. *Coreopsis bicolor*. *a* und a_1 aposporer E. S.-Komplex aus 4 Schnitten rekonstruiert. *b* aposporer E. S.-Komplex. Rek. *c* Ap. = Lage der Fig. *b* im Nuzellus. *a* Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 6, *b* Obj. 7, Ok. 12,5 × . 3/4.

schen den beiden Kerngruppen ist eine Vakuole entstanden, die an der basalen Seite von einer dichteren Plasmaschicht begrenzt wird.

Das späteste Stadium, das bei dieser Pflanze angetroffen worden ist, zeigen die Figuren 15 und 16. Es war nicht möglich die teilnehmenden Komponenten zu analysieren, da die Embryosäcke so zahlreich und die meisten so starker

Degeneration ausgesetzt waren. In der in Fig. 15 *a*, *b* und 16 *a* abgebildeten grossen Zelle können sicher die beiden mit grossen Nukleolen ausgerüsteten Kerne als Polkerne bezeichnet werden. Ob der oberhalb davon liegende Komplex als ein Embryo bezeichnet werden kann, muss dahingestellt bleiben (Fig. 15 *a*).

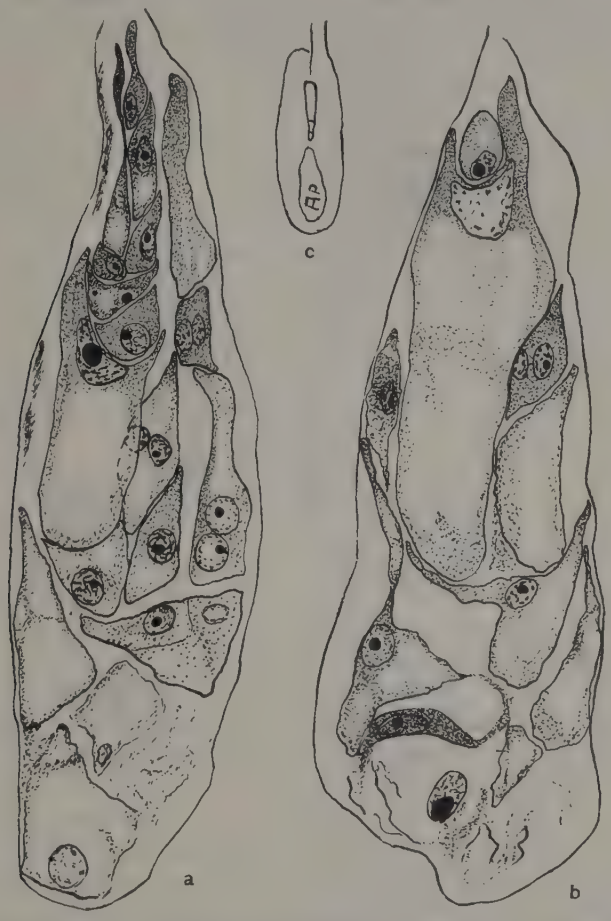


Fig. 15. *Coreopsis bicolor*. *a* aposporer E. S.-Komplex. Embryo? *b* Fortsetzung der Fig. *a*. Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 6 ×. *c* Situationsbild. 3/4.

Vielleicht ist es nur eine synergidenartige Ansammlung aposporer Zellen. Der legitime E. S. befand sich in befruchtungsfähigem Stadium.

Trotzdem eine ganze Anzahl von aposporen Fällen studiert wurde, ist in keinem von ihnen eine bestimmte Organisation vermerkt worden, obwohl die aposporen E. S. sich in einem solchen Entwicklungsstadium befanden, dass eine Organisation zu erwarten war. Auch eine unverkennbare Eizelle konnte nicht konstatiert werden.

Der hier oben beschriebene Fall von Aposporie bei *Coreopsis bicolor* muss bloss als eine Tendenz zu aposporer Entwicklung bezeichnet werden. Erst vor

kurzem hat BERGMAN (1932) eine vorläufige Mitteilung über analoge Erscheinungen bei *Picris hieracioides* und *Leontodon hispidus* publiziert. Dort werden ebenfalls apospore E. S. ausgebildet aber die Embryobildung bleibt aus. Nur in einem Falle nämlich bei *Leontodon hispidus* hat der Verfasser einen aposporen Embryo wahrgenommen. BERGMAN schreibt (S. 457) über die von ihm beobachtete Tendenz zur Fortpflanzung auf aposporem Wege, »Diese letztere Fähig-

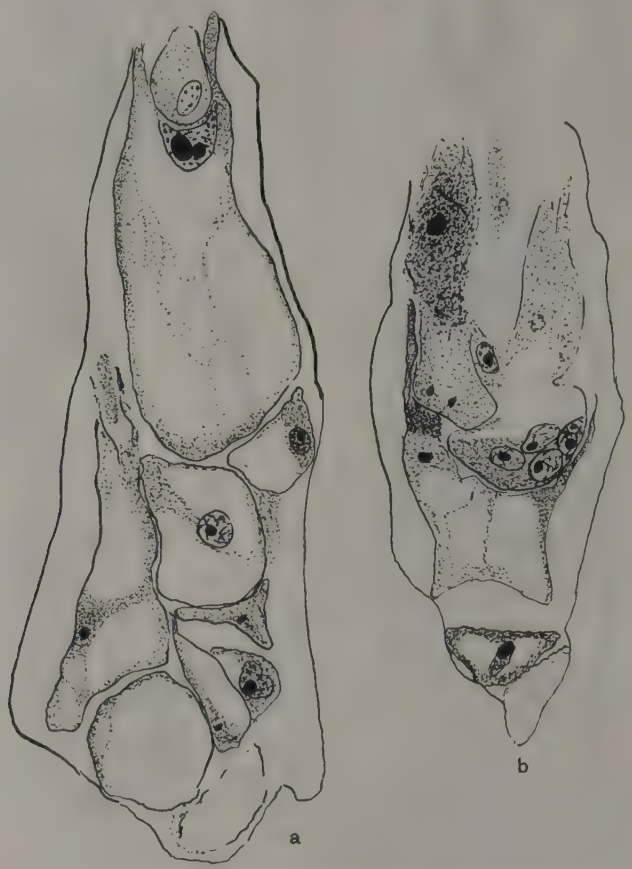


Fig. 16. *Coreopsis bicolor*. Fortsetzung desselben Komplexes wie in Fig. 15. Leitz Oel imm. 1/15, Ok. 6 ×. 3/4.

keit tritt hier bei Pflanzen auf, die kaum als Hybriden oder Polyploide betrachtet werden können, was ja bei den allermeisten der bisher bekannten aposporen Angiospermen der Fall zu sein scheint.» Der Verfasser gibt ferner der Vermutung Ausdruck, dass die apomiktische Tendenz durch eine Hybridisierung ausgelöst werden könnte, eine Vermehrung der Chromosomenzahl, die vielleicht Störungen bei der sexuellen Fortpflanzung herbeiführt. Bei *Coreopsis bicolor* verhält es sich analog. Mit Rücksicht auf die gegenwärtig bekannten Chromosomenzahlen innerhalb der Gruppe ist es kaum anzunehmen, dass diese Art polyploid sei. Aber dass wir es mit einer reinen Art zu tun haben, erscheint mir

wenig glaublich, eher bin ich der Meinung, dass es sich hier um eine Hybridenpopulation von einander sehr nahe stehenden Kleinrassen handelt. Recht auffallend ist, dass diese Phänomene nur bei einigen von den Pflanzen angetroffen worden sind, die aus dem botanischen Garten von Freiburg i. Br. stammten, obwohl reichliches Material von sieben anderen Gärten durchgearbeitet worden war. Und auch unter den Freiburgindividuen wies nur ein sehr geringer Prozentsatz die Aposporie auf. Bei einer Erwägung der Ursachen dieser Phänomene liegt ja in diesem Falle der Gedanke sehr nahe, dass in Freiburg eine rezessive Mutation für Aposporie aufgetreten ist, die nur unter gewissen Bedingungen zum Ausdruck kommt. — Nur einige Blüten im Körbchen weisen Aposporie auf. — Ich muss zu dieser Mutationstheorie greifen, da die Vorbedingungen für Kreuzung und Wiederkreuzung in jedem Garten gegeben sind, wo in der Regel verschiedene *C. bicolor*-Varietäten ständig gezogen werden. Es ist also nicht nur eine Frage der veränderten genetischen Unterlage, auch physiologische und andere Bedingungen müssen die partielle Aposporie hervorlocken. Vielleicht haben wir es mit einem phylogenetischen Rest eines mehrzelligen Archespors zu tun, das unter gewissen Bedingungen zu funktionieren beginnt, wiewohl in somatischer Form.

Die Verwertung von Chromosomenzahlen und embryologischen Verhältnissen zur Charakterisierung einer Gruppe und ihre Anwendung in systematischer Hinsicht erweist sich hier wie auch in den meisten anderweitigen Fällen mit fast unüberwindlichen Schwierigkeiten verknüpft. Will man sich eine theoretische Grundzahl für *Coreopsidinae* denken, so muss das *4* sein. Oder kann man die Gruppe auch durch zwei Zahlen charakterisieren, *12* bei *Heterospermum, Leptosyne, Bidens* und *Coreopsis* und *16* bei *Guizotia* und *Dahlia*. Die Zahlen 11, 13 und 15 muss man da als von ihren betreffenden Grundzahlen reduziert oder vermehrt betrachten.

In embryologischer Beziehung könnte die Gruppe möglicherweise durch eine gut ausgebildete Integumenttapete und zwei Antipoden gekennzeichnet werden. Drei Antipoden kommen nur ausnahmsweise vor. — Bei *Dahlia coronata* traten nach PALM (1915) häufig drei Antipoden auf. — *Leptosyne maritima*, die früher in diesem Aufsatz beschrieben worden ist, hat einen von der Gruppe im übrigen vollkommen abweichenden Antipodentypus. Das Endosperm hat in den Fällen, wo geeignete Stadien erhalten worden waren, näher bestimmt in acht, als nuklear klassifiziert werden können. — Bei sämtlichen untersuchten Arten kommt ein Periplasmodium vor.

Studien über Cytomixis in der Mikrosporogenese bei Coreopsis tripteris.

Die Pollenteilung weist neben dem normalen Verlauf auch ausgeprägt cytomiktische Verhältnisse auf. Die grösste Anzahl der P. M. Z. machen die Teilungen so gut wie normal durch. Die Geminibildung ist vollständig und sowohl die erste Teilung, als auch die zweite verläuft ohne Störungen bis auf den einen oder anderen Nachzügler. Sowohl in der Dyade, als auch in der Tetrade wird bisweilen Zwergkernbildung wahrgenommen. Es dürfte aus dem Folgenden hervorgehen, dass es äusserst schwierig ist, in allen Fällen, die beobachtet worden sind, die Zwergkernbildung auf verzögerte Chromosomen oder andere Störungen bei der Teilung zurückzuführen oder sie als Resultate von Cytomixis zu erklären. Ich will von Anfang an hervorheben, dass ich trotz eifrigen Suchens keinerlei andere Störungen ausser den cytomiktischen antreffen konnte, welche die eigentümlichen Erscheinungen, die hier auftreten, erklären können.

Wie die meisten Cytologen hervorheben, welche diese Verhältnisse berührt haben, tritt auch hier bei *Coreopsis tripteris* die Cytomixis im Prophasenstadium auf (Fig. 17 *a* und *b*). Die Kerngrundsubstanz dringt in die aufnehmende Zelle ein und bildet eine homogene, vakuolenähnliche Blase, in welcher sich das Chromatin ausbreitet. Gewöhnlich erfolgt das Eindrängen durch eine einzige Öffnung in der Zellmembran aber häufig sieht man auch, dass zwei oder mehrere Poren angelegt werden, durch welche das Chromatin in die aufnehmende Zelle hineintreibt. Sowohl in diesem Stadium als auch während der Diakinese ist beobachtet worden, dass eine »zentrale Zelle» Chromatin von mehreren rings herum liegenden P. M. Z. aufnimmt. — Inwiefern man die Cytomixis während der Diakinese als ein »Folgestadium» (KATTERMANN) betrachten söll oder als eine vor sich gehende Tätigkeit wird im Folgenden diskutiert werden. — In mehreren Fällen ist wahrgenommen worden, dass die ganze Nukleole mit einem grossen Teil des Chromatins die Membranen passiert hatte und in die aufnehmende Zelle eingedrungen war.

Durch den Zuschuss an Chromatin und vielleicht auch an Plasma, wächst die aufnehmende Zelle an, aber bleibt, wie es scheint, in der Entwicklung im Vergleich zu den intakten Zellen zurück. Das Auftreten der Cytomixis während der Prophase muss als ziemlich häufig bezeichnet werden. Bisweilen tritt eine grosse Anzahl von P. M. Z. in dieser Weise auf, bisweilen sind es nur ein paar, die cytomiktische Verhältnisse aufweisen. Wenn der Kern ganz oder teilweise in die aufnehmende Zelle eingedrungen ist, kann man beobachten, dass er sich nicht mit dem legitimen Kern vereinigt, sondern wir erhalten statt dessen eine zweikernige P. M. Z. Ich habe beobachtet, dass derartige Zellen bedeutend angeschwollen waren und ihre Kerne im Ruhestadium, während die angrenzenden Zellen sich in der Metaphase der ersten Teilung befanden.

Wie schon früher erwähnt, tritt die Cytomixis auch im Diakinesenstadium auf. Ganze Gemini gleiten in die aufnehmende Zelle hinüber, wo ebenso wie im Prophasenstadium die einströmende Kerngrundsubstanz eine klare Zone bildet

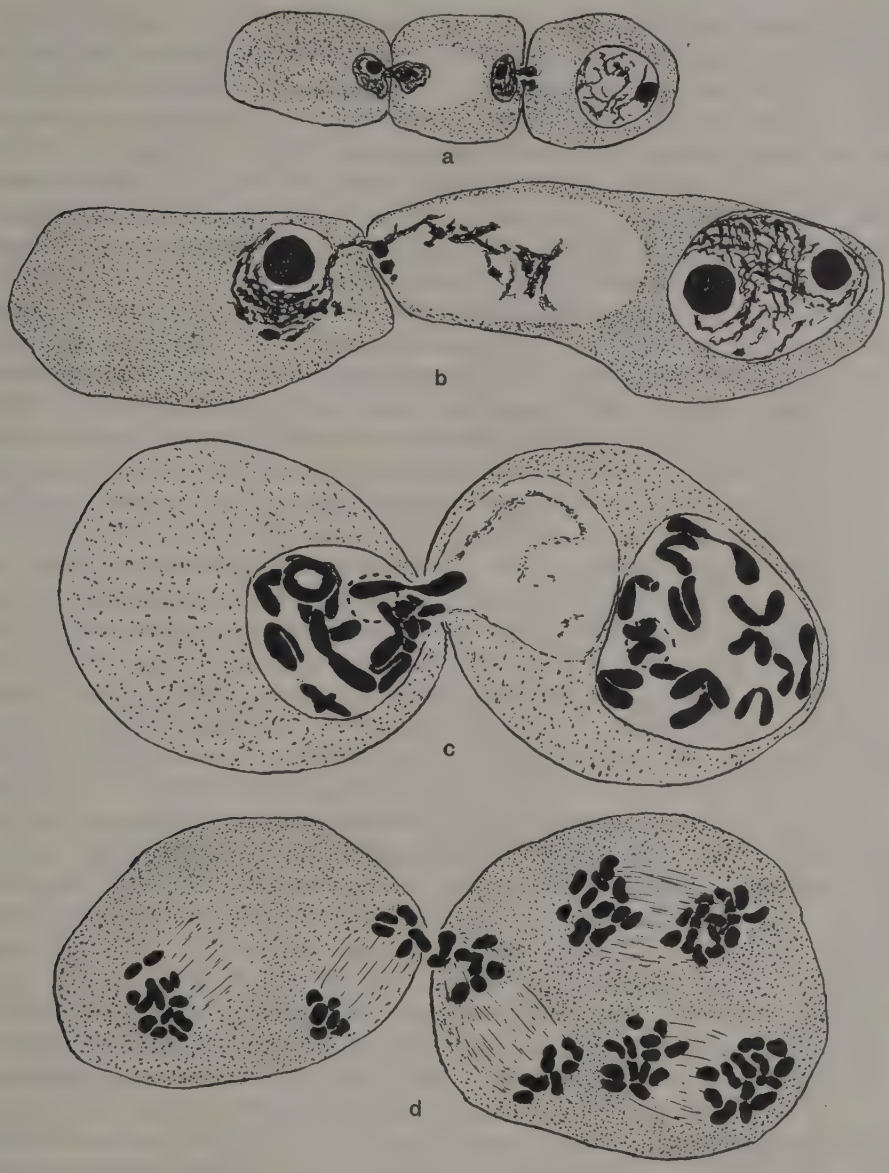


Fig. 17. *Corcopsis tripteris.* Cytomiktische Verhältnisse aufweisende P. M. Z. *a* und *b* Prophase. *c* Diakinese. *d* homotypische Telophase. *a* Ok. 6 ×, *b*, *c* und *d* Ok. 15 ×. In sämtlichen Fällen Leitz Oel imm. $^1/_{16}$.

(Fig. 17 *c*). In den Zellen, die während der Diakinese der Cytomixis ausgesetzt waren, scheint keinerlei Störung in der Chromosomenkonjugation stattgefunden zu haben. Sowohl im Kern der aufnehmenden Zelle als auch in dem eindringenden Kern finden wir 13 Gemini von dem bei dieser Gattung normalen Typus. Der einzige Unterschied zwischen den beiderlei Kernen ist, dass die eindringen-

den bedeutend kleiner sind und dass ihre Gemini recht dicht zusammengedrängt liegen, was wohl aus dem Verlust an Kernsubstanz zu erklären ist. Handelt es sich nun hier um ein »Folgestadium» von während der Prophase begonnener Cytomixis oder erfolgt die Chromosomenübertragung auch während der Diakinese oder in einem anderen Stadium der Entwicklung? Wenn wir Fig. 17 *d* und 18 *b* in Augenschein nehmen, so kann es uns nicht entgehen, dass die Erklärung dieser Erscheinungen als »Folgestadien» einer während der Prophase erfolgten Cytomixis zu weit hergeholt ist. In Hinblick auf diese Zeichnungen und andere ähnliche in meinem Material häufig gesehene Bilder erscheint es mir sehr wahrscheinlich, dass Cytomixis auch in anderen Stadien als in der Prophase auftritt. Ich glaube, dass wir der sol- und gelartigen Natur des Chromatins oder mit anderen Worten seiner Plastizität bei diesen Phänomenen keine so grosse Bedeutung beilegen dürfen. Der Kernpunkt dürfte in dem Durchmesser der Pore liegen und dass dieser bedeutende Dimensionen annehmen kann, geht aus Fig. 17 *c* hervor. Es ist übrigens hervorgehoben worden, dass während der Prophase auch die Nukleole durch die Zellwände eingedrungen war. Sie nahm zwar eine ellipsoide Form an, war aber doch von ansehnlicher Grösse.

KATTERMANN schildert in seiner Abhandlung »Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes» den Zustand des extruierten Chromatins und seine vermutliche Degeneration im Plasma der aufnehmenden Zelle. Er schreibt (S. 764) »Die Spuren der Cytomixis konnte ich bei den vorliegenden Objekten bis in die Telophase der ersten Reifeteilung verfolgen.» Eins dieser »ziemlich seltenen Bilder» ist in der Textabb. 7 abgebildet: »In einem seitlichen Auswuchs der im Entstehen begriffenen Dyade ist ein teils fädiges, teils gerinnselartiges Chromatin erkennbar.» (S. 765). Der Verfasser ist auch der Ansicht, dass diese »Anomalie» sicher ein cytomiktisches »Folgestadium» ist. Er beschreibt ferner die Entstehung einer Riesenzelle »aus einer sonst mit Tetraden gefüllten Anthere der Pflanze 12». (Textabb. 8). »Ob auch diese Riesenzelle letzten Endes auf Cytomixis zurückzuführen ist, bleibe vorläufig dahingestellt» (S. 766). Da ich in meinem Material wiederholt beinahe im Detail analoge Bildungen wahrgenommen habe und gleichzeitig damit Tetraden und Polyaden von wirklicher Riesengrösse, scheinen mir sowohl KATTERMANNS Textabb. 8 als auch die weiter unten geschilderten Riesenzellen verschiedene Endprodukte einer einmal erfolgten Cytomixis zu sein. Ich will keineswegs die Möglichkeit verleugnen, dass diese Bildungen einen ganz anderen Entwicklungsvorgang haben können. Es könnte sich ja um analoge Verhältnisse wie in jenem in diesem Aufsatz beschriebenen Falle bei *Guizotia* handeln oder könnte eine spontane Chromosomenvermehrung in gewissen P. M. Z. ein Anwachsen von Zellen und eine gestörte Chromosomenkonjugation herbeigeführt haben. Ausgebliebene Wandteilung in einem frühen Entwicklungsstadium hat ebenfalls diese Erscheinungen ermöglichen können. Wie schon früher ausdrücklich betont, habe ich keinen anderen Erklärungsgrund für das Auftreten dieser Riesenzellen finden können als den, dass Chromatin, ganze Kerne, durch Cytomixis von Nachbarzellen zugeführt worden war.

Fig. 17 *d* zeigt zwei P. M. Z. in der Telophase der homotypischen Teilung.

Die linke Zelle ist von dem Messer getroffen worden, aber die abgeschnittene Partie konnte in dem folgenden Schnitt wiedergefunden werden. Der in der Figur nicht abgebildete Telophasenkern wies 13 Chromosomen auf, also ebensoviel wie die haploide Zahl. Die untere legitime Spindelfigur in der rechten Zelle hat die normale Garnitur 13 + 13. In der oberen hingegen ist die Chromosomenverteilung ungleich ausgefallen indem sich zwei Komplexe mit 11 beziehungsweise 15 Chromosomen gebildet haben, vermutlich dadurch, dass ein Paar ungeteilt zu dem einen Pol gewandert ist. Die dreipolige Spindel, die sozusagen die beiden Zellen verbindet, enthält insgesamt die Chromosomenzahl 26. Mit anderen Worten, es ist die halbe Chromosomengarnitur der linken Zelle, die an dieser cytomiktischen Erscheinung beteiligt ist. Die unteren Telophasen der tripolaren Spindel enthalten 6 bezw. 7 Chromosomen und der »gemeinsame» Pol 13. Was den »gemeinsamen» Pol betrifft, so nahmen gewisse Chromosomen eine derartige Lage ein, dass man das Vorhandensein einer offenen Passage zwischen den beiden Zellen als mit grösster Bestimmtheit annehmen darf. Meiner Ansicht nach gibt das betreffende Bild (und ich habe mehrere ähnliche Bildungen in meinem Material gesehen) den verlässlichsten Beweis dafür ab, dass Cytomixis, Kerntransport, eine natürliche Erscheinung ist. Wie ist nun diese eigenartige Bildung entstanden? Es ist infolge des normalen Teilungsvorganges, welchen die »legitime» Spindel der linken Zelle aufweist, kaum anzunehmen, dass eine Cytomixis früher als während des Anaphasenstadiums der ersten Teilung eingesetzt hat. Wann diese Chromatinwanderung stattgefunden hat, ist eigentlich von keiner besonderen Bedeutung. Von bei weitem grösserem Belang ist hier, dass wir dieses Bild als ein »Folgestadium» einer während der Entwicklung stattgefundenen Cytomixis betrachten müssen. Keinerlei Artefakt hat eine derartige Erscheinung hervorrufen können.

Beim Durchsehen meines Materiales habe ich wiederholt Riesenzellen in Pollenfächern angetroffen. In den meisten Fällen weisen sie eine mehr oder weniger deutliche Degeneration auf. Als stark degenerierte Typen dürften solche bezeichnet werden können, die ein retikuliertes, kräftig färbbares Plasma haben und die eigentliche Kerne entbehren oder vielleicht richtiger ausgedrückt, bei denen das Chromatin homogene im Plasma verteilte Klumpen bildet. Diese erinnern stark an die letzten Stadien der durch Zellfusion gebildeten Riesenzellen bei *Guizotia*. CHIARUGI und FRANCINI (1930) haben eine analoge Erscheinung bei Pollenteilungen von *Ochna serrulata* (Fig. 79) abgebildet.

In einer Anzahl von Fällen scheint die von mir vermutete Cytomixis trotz des überzähligen Chromatins zuzulassen, dass sowohl der legitime Kern als auch das extra Chromatin bezw. der extra Kern Teilungen beginnt. Wir erhalten demnach Polyaden von solchem Aussehen wie Fig. 19 es zeigt. Lässt man die Hauptursache beiseite, so muss die Voraussetzung für die Entstehung einer derartigen Polyade gewesen sein, dass es sich um ein »Dyadenstadium» mit drei oder mehreren Kernen handelte, welche eine Teilung begonnen hatten, ohne dass eine allgemeine Fusion stattgefunden hatte. In ein paar Fällen traten »normale» Tetraden von wirklich imponierender Grösse auf (Fig. 18 a). Diese sicher hochpolyploiden Kerne wiesen ein durchaus vitales Aussehen auf und die Teilungen

schienen relativ normal vollführt worden zu sein. Von Nachzüglern oder derartigem Chromatin konnten nur zwei Bildungen konstatiert werden, die eine ziemlich gross, die andere sehr klein. In Anbetracht des früher über diese Art Gesagten dürfte der Ursprung dieser Tetradenkerne in einem Fusionskern zu suchen sein, wo zwei oder vielleicht mehrere Kerne eine intime und balancierte Verbindung eingegangen sind. Nach dem Aussehen zu urteilen würden diese Kerne aller Wahrscheinlichkeit nach ihre Entwicklung fortgesetzt und Riesenpollenkörner gebildet haben, die vielleicht ihrerseits befruchtungsfähig gewesen wären.

Fig. 18. *Coreopsis tripteris. a* Riesentetrade. *b* Cytomixis zwischen zwei normalen Tetraden. Leitz Oel imm. 1/16, Ok. 15×. 1/2.

Fig. 19. *Coreopsis tripteris.* Polyade in zwei Schnitten. Leitz Oel imm. 2/16, Ok. 15×. 1/2.

In einem der Pollenfächer wurden unter den nach der Wandbildung zerfallenden Tetradenzellen einige mit zwei Kernen versehene Pollenkörner angetroffen. Gleichzeitig wurden an derselben Stelle 4—5 vollkommen glasklare, leere Zellen von verschiedener Grösse beobachtet. Die grösste war ungefähr von der Grösse eines normalen Pollenkornes, die kleinste ungefähr wie ein Kern in den umliegenden normalen Zellen. Es erschien mir als ob diese leeren Zellen in einer gewissen Beziehung zu dem Vorkommen dieser zweikernigen Pollenkörner ständen. Es ist leicht einzusehen, dass das Zerfallen beispielsweise einer solchen Pentade, wie sie in Fig. 20 a abgebildet ist, durch eine ausgebliebene oder abnorme Wandbildung zur Entstehung eines derartigen, zweikernigen Pollenkornes führen könnte. KATTERMANN (1933) hat in mehreren Fällen gezeigt, dass neben solchen P. M. Z., die überzähliges Chromatin aufweisen, hyperploide Zellen

liegen. Es ist sehr naheliegend, die leeren Zellen, welche in meinem Material vorkommen, als »Restzellen» (KATTERMANN) und die zerfallende Polyade als ein »Folgestadium» einer einmal stattgefundenen Cytomixis zu betrachten.

Die Wandbildung in den mehrkernigen Riesenzellen weist in der Regel einen abnormen Verlauf auf. Die ungleiche Verteilung des Plasmas und der darin enthaltenen Kerne führt zur Bildung von Pollenkörnern äusserst variabler Grösse. Unvollständige Wandbildung kann mit sich führen, dass zwei oder mehrere Pollenkörner durch eine breite Plasmaverbindung zusammenhängen.

Wenn das Periplasmodium ausgebildet ist, kann man die häufig schon stark degenerierten Riesenzellen nicht mehr verfolgen. Vermutlich werden sie aufgelöst und mit dem Periplasmodium einverleibt. Hin und wieder trifft man jedoch ein- oder zweikernige Riesenpollenkörner mit kräftig ausgebildetem Exin an. Durch Fig. 20 d und e, wo die beiden Zellen in demselben Masstab abgebildet sind, erhält man eine Vorstellung von dem Grössenunterschied. Bezüglich der Fruchtbarkeit dieser Riesenpollenkörner wage ich es nicht mich zu äussern. Doch muss ich hervorheben, dass eine kategorische Ablehnung dieser Möglichkeit durchaus nicht befugt erscheint.

Fig. 20. *Coreopsis tripteris*. *a* Pentade. *b* zerfallene Pentade. *c* Riesenzelle im gleichen Pollenfach wie Fig. b. *d* Riesenpollenkorn. *e* normales Pollenkorn. *a*, *b* und *c* Ok. 15×, *d* und *e* Ok. 6×. In sämtlichen Fällen Leitz Oel imm. $^{1}/_{16}$, $^{1}/_{12}$.

Was mein Material geben konnte, dürfte ich im wesentlichsten hier vorgelegt haben. Freilich wies das Aussehen der Vorgänge Variationen auf, aber diese waren nur von solcher Art, dass sie auf die hier stattfindenden dynamischen Prozesse zurückgeführt werden konnten.

»The evidence now at hand strongly indicates that cytomyxis is not a natural process. Injury to the cells by pressure at the time of preservation seems to account for these cytoplasmic connections and chromatic extrusions.» Mit diesen Worten beschliesst WOODWORTH (1931) seine letzte Mitteilung bezüglich der von ihm früher (1929 a und b) beschriebenen Fälle von Cytomixis innerhalb der Familie *Betulaceae*. Ich kann mich diesem Ausspruch gegenüber, der sich auf einen Versuch von Professor K. SAX (WOODWORTH 1931) mit *Secale* und auf eigene ähnliche Experimente stützt, nur skeptisch verhalten. Nach zwei so geschickt und gewissenhaft ausgeführten Untersuchungen wie »Cytological studies in the Betulaceae 1 and 2» erscheint mir diese Stellungsnahme wirklich eigentümlich. Als einen Kommentar zu meinen Bedenken stelle ich dem obigen Zitat folgendes (WOODWORTH 1929 a S. 336) über Tetraden mit 5—7 Nuklei bei *Betula Schmidtii* gegenüber, »This polycary may be formed, in part at least, by the migration of whole nuclei from one cell across cytomyctic connections

into adjoining cells. The writer has seen unmistakeable evidence of this.» (Von mir gesperrt gedruckt.) Bei diesen Kontrollversuchen erhielt Prof. K. SAX (WOODWORTH 1931 S. 24), wenn das Objekt einigem Druck ausgesetzt wurde, eine so kräftige Zunahme der Cytomixis, dass es schwer war »to find normal spirem stages». »This may also obtain at diakinesis when chromosomes are extruded into the cytoplasm, into adjacent cells, or into the fixing fluid where they are lost». »At metaphase and later stages there is no evidence of chromosome migration». Wenn nun der erwähnte Druck bei diesen Kontrollversuchen nur im Prophasenstadium und in der Diakinese Cytomixis zustande zu bringen scheint, wie soll man da solche Bilder erklären wie Fig. 11 und 21 in der ersten *Betula*-Abhandlung (WOODWORTH 1929 a) und Fig. 7, 8 und 9 in der anderen (WOODWORTH 1929 b), ferner Fig. 17 d und 18 b in diesem Aufsatz sowie die Angaben, welche andere Verfasser hinsichtlich cytomiktischer Verhältnisse während der Meiose, ja bis zur Telophase der homotypischen Teilung gemacht haben!

Alle Forscher, die sich mit diesem Problem befasst haben, sind der Ansicht, dass die Prophase ein kritisches Stadium für die Entstehung von Cytomixis ist. Mit anderen Worten, dass die Bedingungen für eine Chromatinbewegung zwischen den P. M. Z. solcher Art sei, dass Druck, Einfluss von Fixierungsflüssigkeit oder das Aussetzen des Objektes unter abnorme Verhältnisse sie auslösen könne. Es ist auch sehr leicht möglich, dass dies der Fall ist und dass diese Agentien zum allgemeinen Auftreten der Cytomixis während der Prophase *beitragen*. Es ist begreiflicherweise sehr naheliegend, einen solchen Fall als Artefakt zu betrachten, bei dem in einem ganzen Pollenfach Cytomixis zwischen sämtlichen P. M. Z. stattgefunden hat. Ich habe diese Erscheinung wahrgenommen und meist pflegte die Chromatinwanderung in ein und derselben Richtung zu erfolgen. KATTERMANN (1933) zeigt (Tafel 3 Fig. 9) eine Mikrophotographie einer derartigen »allgemeinen» Cytomixis und schreibt hinsichtlich derselben (S. 761) »Wer noch wenig mit der von mir angewendeten Methodik gearbeitet hat, wird mir sicher vorhalten, dass Abb. 9 ein schlagender Beweis für die Artefaktnatur der Cytomixis ist. Es hat sogar den Anschein, als wäre das Austreten der Chromatinsubstanz erst bei der Herstellung des Präparates vielleicht durch zu starkes Quetschen entstanden; denn fast jede Zelle ist zerdrückt. Und doch kann das nicht die Ursache dieser Erscheinungen sein: denn stark gedrückte Zellen sehen ganz anders aus, auch dann, wenn etwa während des Druckes das Deckgläschen seitlich verrutscht wäre.» »Eine andere Frage ist natürlich, ob die in Abb. 9 dargestellte, hochgradige Cytomixis nicht im Augenblicke der Fixierung der Antheren entstanden sein kann. Ich selbst bin sehr geneigt, dies anzunehmen.» Dass das Fixierungsmittel diese Verhältnisse herbeigeführt haben kann, ist wie gesagt leicht möglich, aber doch nicht ganz notwendig. Ich erlaube mir, aus KATTERMANNS Abhandlung (S. 774) KORNICKE (1901) zu zitieren, der Cytomixis bei *Crocus vernus* beschrieben hat. »Dass durch das eindringende Fixierungsmittel das Auftreten der verschiedenen Erscheinungen veranlasst worden wäre, liegt nicht ausser dem Bereich der Möglichkeit. Ich halte es jedoch nicht für sehr wahrscheinlich.» KATTERMANN macht ferner

geltend, »Dieses Urteil findet seine Begründung in der Tatsache, dass das Fixierungsmittel allseitig einwirkt, die Kerndurchtritte in KÖRNICKES Präparaten überall in einer Richtung erfolgen.» Es erscheint mir auch sehr merkwürdig, dass das Fixierungsmittel, das begreiflicherweise eine stark desorganisierende Kraft haben muss, wenn es ganze Kerne oder Teile von solchen durch die Zellmembran pressen kann, trotzdem nicht die geringste sichtbare Spur in Form von plasmolysierten Zellen oder anderen Artefakten zurücklässt, was meiner Meinung nach doch selbstverständlich der Fall sein müsste. CHURCH (1929 b) scheint eine derartige allgemeine Cytomixis als eine »natürliche» Erscheinung zu betrachten. *Panicum Lindheimeri* und seine Varietäten haben vollständig sterilen Pollen. Hinsichtlich *Panicum Lindheimeri* var. *typicum* schreibt er (S. 65), »Frequently whole anthers display cytomyxis to such an extent that it is doubtful whether any of the mother cells develop farther than the prophase.» Dass hier eine Degeneration vorliegt, ist unverkennbar aber ob die Cytomixis die Degeneration verursacht oder umgekehrt bleibt dahingestellt. HÅKANSSON (1926) berichtet, dass Blütenknospen bei *Celsia* und *Verbascum*, die am Ende der Vegetationsperiode angesetzt werden, Degenerationssymptome aufweisen u. a. Cytomixis. »Bisweilen kommt es vor, dass der ganze Kern hinüberwandert: dann grenzt eine zweikernige PMC an eine kernlose. Zweikernige PMC-n entstehen aber auch durch nur teilweisen Übergang des Kernes, der also gleichzeitig eine amitotische Teilung erleidet» (S. 10). Der erwähnte Verfasser hat Cytomixis nur in pathogenen Pollenfächern wahrgenommen, aber nicht nur im Prophasenstadium sondern auch während der Metaphase und Anaphase der ersten Teilung sowie während der Interkinese. Durch Cytomixis entstandene, zweikernige P. M. Z. beschreibt auch Miss RUTTLE (1928) bei *Nicotiana*. »These binucleate PMC, . . . resulted from the extrusion of the entire nucleus of one PMC into the cytoplasm of an adjoining PMC, rather than of a part of the nucleus as is more common.» »No binucleate PMC were found in anther sacs in which cytomyxis was not occuring» (S. 226). Obwohl die Verfasserin keine Fusion von Kernen gesehen hat, ist sie der Meinung, dass falls auch eine solche stattfinden sollte, die allgemeine Degeneration, welcher diese Pollenfächer ausgesetzt sind »would prevent establishment of diploidy in this fashion.»

Im selben Jahre (1929) beschreiben WOODWORTH (a und b) und CHURCH (a und b) das Auftreten von Cytomixis während der meiotischen Teilung und bis zur Metaphase der zweiten Teilung und STEBBINS (1932 b) dieselbe Erscheinung noch während der Telophase der homotypischen Teilung, was auch bei *Coreopsis tripteris* (Fig. 18 b) beobachtet worden ist. Verschiedene dieser Vorkommnisse dürften »Folgestadien» von während der Prophase stattgefundener Cytomixis sein, aber andere lassen sich schwerlich dadurch erklären, sondern das Phänomen muss in späteren Stadien aufgetreten sein.

Während mehrere ältere Verfasser und jetzt zuletzt WOODWORTH (1931) Cytomixis für ein Fixierungsartefakt halten (Einsammeln, Konservieren u.a.m.) scheint doch die Ansicht immer mehr überhandzunehmen (RUTTLE 1928, CHURCH 1929 a und b, BÖCHER 1932, STEBBINS 1932, KATTERMANN 1933), dass Cytomixis ein cytologisches Phänomen ist, welches in vivo auftritt. KATTERMANN

bringt in seiner Abhandlung eine Übersicht über die Bedingungen, welche verschiedene Verfasser für das Auftreten von Cytomixis für notwendig halten, wie Wundreiz, Chloralisierung, Temperatureinfluss u.a.m. SCHWEIDLER (Handw. d. Naturw. Bd. 10 1915 S. 802) glaubt erwiesen zu haben, dass einseitige Turgorabnahme den Übertritt von Teilen des Zellinhaltes verursacht und hält es für möglich, dass »auch beim sexuellen Kernübertritt (oogame Pilze) die gleiche Mechanik wirksam werden kann.»

Bisher sind die meisten Fälle von Cytomixis bei Hybriden oder bei Pflanzen hybridogenen Ursprunges beschrieben worden und die neueren Forscher auf diesem Gebiete betonen, dass möglicherweise ein Zusammenhang zwischen Cytomixis und der hybridogenen Natur der Art vorliegt. STEBBINS (1932 b) schreibt, dass Cytomixis »reflects in these cases an abnormal state of the cytoplasm, which may often be due to a hybrid condition.» BÖCHER (1932) ist derselben Ansicht und weist auf die unter ungünstigen physiologischen Verhältnissen entstandenen, osmotischen Voraussetzungen hin, die es verständlich machen, weshalb Cytomixis so allgemein bei »physiologisch instabilen Individuen (Bastarden) oder physiologisch instabilen Teilen von Individuen *(Anemone ranunculoides)*» auftritt. Ob ein solcher Zusammenhang vorliegt, muss vorläufig dahin gestellt bleiben und ich finde KATTERMANNS Äusserung in dieser Frage durchaus berechtigt: »Von jeher sind Bastarde und der Bastardierung verdächtige Pflanzenarten lieber und eingehender cytologisch untersucht worden als die reinen Arten.»

Pflanzen, die abnormen Verhältnissen ausgesetzt sind, wie Temperaturwechsel, Chloralisierung u.a.m. weisen Cytomixis auf. Aber derartige Agentien haben bei anderen Untersuchungen andere Erscheinungen hervorgerufen. Durch Veränderung der Temperatur gelang es STOW (1930) embryosackähnliche Bildungen in den Pollenfächern zu erhalten. Nach NEMEC (1898) haben Salter und Molliard bei Eichen statt Makrosporen zahlreiche Pollenkörner gefunden.

Die Differenzierung der generativen Gewebe dürfte durch die topographische Lage und durch damit in Einklang stehende, physiologische und andere Verhältnisse bedingt sein. Störungen in der einen oder anderen Richtung würden also die Entstehung von »abnormen oder pathologischen» — ich würde in diesem Falle lieber sagen *ungewöhnlichen* Erscheinungen herbeiführen. Diese Veränderungen könnten möglicherweise zu einer physiologischen Verschiedenheit zwischen gleichen Gameten führen. — Könnte die Cytomixis möglicherweise mit der relativen Geschlechtsbestimmung in Beziehung gesetzt werden? Sollte es einen »geschlechtlichen Wertunterschied» zwischen der aufnehmenden Zelle und dem eindringenden Kern geben? — FARMER, MOORE und DIGBY (1903) und FARMER und DIGBY (1907) berichten, dass bei apogamen Farnenprothallien ein gutdünklich vegetativer Kern in eine Nachbarzelle übertritt, wodurch die Möglichkeit für eine Fusion und die Entstehung eines diploiden Kernes geschaffen wird. TISCHLER (1921—1922) schreibt darüber: »Es wird mir schwer, dabei an eine rein passive Wanderung der Kerne zu denken.» Mir macht es den Eindruck als ob sowohl die hier in diesem Aufsatz behandelten als auch verschiedene andere bekannte Fälle durch *einen potentiellen Unterschied zwischen den Zellen* hervorgerufen worden wären. Um meinen Gedankengang eine anschau-

lichere Form zu verleihen, will ich es so ausdrücken: die aufnehmende Zelle besitzt irgendeine Eigenschaft der Eizelle, übt einen aktivierenden und adhärierenden Einfluss auf die umliegenden Zellen aus. Diese eventuelle Hormonenwirkung könnte vielleicht die häufig als Artefakt beschriebene, vollständige und in einer Richtung erfolgende Cytomixis erklären, die in den Pollenfächern auftritt. Kälte, Wärme und chemische Agentien könnte man sich da als sekundäre Ursachen denken, die aktivierend auf den von vorneherein vorhandenen Potenzunterschied zwischen den Zellen einwirken.

Stockholm, Botanisches Institut der Universität, im Dezember 1933.

Zusatz zur Korrektur.

In Botanical Gazette Vol. 95, H. 2, 1933 hat DONALD A. JOHANSEN eine Abhandlung »Cytology of the Tribe Madinæ, Family Compositæ» publiziert, und beinahe 60 Chromosomenzahlen mitgeteilt. Bei *Hemizonia virgata* hat er die Zahl n = 4 gefunden. Die übrigen Zahlen können als Multipla auf 4 betrachtet werden. Doch gibt es auch Zahlen wie 5, 6, 7, 14 u. s. w. die also auf 1 bis 2 Chromosomen vermehrt oder vermindert sind. Ein Blick in die Chromosomenlisten ergibt, dass, unter Voraussetzung der Entstehung der ungeraden Zahlen aus den Multipeln, die ganze Gruppe Heliantheæ von der Grundzahl 4 charakterisiert ist, die jetzt von JOHANSEN in Madinæ angetroffen worden ist und die schon der Verfasser dieser Abhandlung (S. 117) vermutet hat.

Literaturverzeichnis.

BERGMAN, B. 1932, Aposporie bei *Picris hieracioides* und *Leontodon hispidus*. Svensk Bot. Tidskr. B. 26.

BÖCHER, T. W. 1932, Beiträge zur Zytologie der Gattung *Anemone*. — Botanisk Tidskr. B. 42, H. 2, Köpenhavn.

CHIARUGI, A. und FRANCINI, E. 1930, Apomissa in »*Ochna serrulata*» Walp. — Societá botanica italiana, Vol. 37.

CHURCH, G. L., 1929 a, Meiotic phenomena in certain Gramineae. 1. *Festuceae, Aveneae, Agrostideae, Chlorideae* and *Phalarideae*. — Botanical Gazette, Vol. 87.

——, 1929 b, Meiotic phenomena in certain Gramineae. 2. *Paniceae* and *Andropogoneae*. — Botanical Gazette, Vol. 88.

DAHLGREN, K. V. O., 1920, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. — Zeitschr. für Botanik, B. 12.

——, 1924, Studien über die Endospermbildung der Kompositen. — Svensk. Bot. Tidskr., B. 18.

FARMER, J. B., MOORE, J. E. S. and DIGBY, L., 1903, On the cytology of apogamy and apospory. 1. Preliminary note on apogamy. — Proc. Royal Soc., 71.

FARMER, J. B. and DIGBY, L., 1907, Studies in apospory and apogamy in Ferns. — Ann. of Bot., Vol. 21.

GAINES, E. F. and HANNAH C. AASE, 1926, A haploid Wheat Plant. — American Journ. of Botany, Vol. 13.

GOLDFLUSS, M., 1899, Sur la structur et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composites. — Journ. de Bot. Vol. 12—13.

GUIGNARD, L., 1900, Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Vegetaux angiospermes. Compt. Rend., B. 131.

Handw. d. Naturw. 1915, B. 10.

HEGELMAIER, F., 1889, Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. — Botanische Zeitung, B. 47.

HÅKANSSON, A., 1926, Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, B. 21, Nr. 10.

KATTERMANN, G., 1933, Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes. — Planta, B. 18, H. 4.

LAWRENCE, W. J. C., 1929, The Genetics and Cytology of Dahlia species. — Journ. of Genetics, B. 21.

NEMEC, B., 1898, Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. — Bull. int. de l'Ac. des Sc. de Boheme, Vol. 5.

PALM, B., 1915, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm.

——, 1931, Antipodals in *Zinnia*. — Transactions of the Illinois State Academy of Sc., Vol. 24, No. 2.

RUTTLE, M. L., 1928, Cromosome number and morphology in *Nicotiana*. 2. — Univ. Cal. Publ. in Botany, Vol. 11, Berkeley.

STEBBINS, G. L. Jr., 1932 a, Cytology of *Antennaria*. 1. Normal species. — Botanical Gazette, Vol. 94, H. 1.

——, 1932 b, Cytology of *Antennaria*. 2. Parthenogenetic species. — Botanical Gazette, Vol. 94, H. 2.

STOW, L., 1930, Experimental Studies on the Formation of the Embryosaclike Giant Pollen Grain in the Anther of *Hyacinthus orientalis*. — Zytologia, Vol. 1. No. 4.

TISCHLER, G., 1921—22, Allgemeine Pflanzenkaryologie.

TÄCKHOLM, G., 1916. Antipodenentwicklung der Kompositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. — Svensk Bot. Tidskr., B. 10.

WOODWORTH, R. H., 1929 a, Cytological studies in the *Betulaceae*. 1. *Betula*. — Botanical Gazette, Vol. 87.

——, 1929 b, Cytological studies in the *Betulaceae*. 2. *Corylus* and *Alnus*. Botanical Gazette, Vol. 88.

——, 1931, Cytomyxis. — Journ. of the Arnold Arboretum, Vol. 12.

Gedruckt den 10. Februar 1934.